

Efectos antrópicos sobre las praderas sumergidas de carófitos en una laguna cárstica

por

Alejandro Sosnovsky¹, Santos Cirujano², Miguel Álvarez Cobelas³, Miriam Moreno Pérez² & Elisa Piña³

¹ Dpto. de Producción Animal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Avda. San Martín 4453, C1417DSQ Capital Federal, Argentina. sosnovs@agro.uba.ar

² Real Jardín Botánico, Plaza de Murillo 2, E-28014 Madrid. santos@ma-rjb.csic.es

³ Centro de Ciencias Medioambientales, c/ Serrano 115 dpdo., E-28006 Madrid. malvarez@ccma.csic.es

Resumen

Los carófitos son algas macrófitas que viven sumergidas en aguas con características físico-químicas muy diferentes. La Colgada es una laguna de 103 ha y 18 m de profundidad máxima ubicada en una zona de gran afluencia turística (Parque Natural Las Lagunas de Ruidera, Albacete-Ciudad Real), en la que los nutrientes han ido aumentando durante las últimas décadas. Los fondos de esta laguna están cubiertos parcialmente por formaciones monoespecíficas de *Chara hispida* var. *major* (Hartm.) R.D. Wood y *Chara hispida* f. *polyacantha* (A. Braun) R.D. Wood, cuya distribución está siendo afectada por las actividades humanas. Las densidades más bajas de *C. hispida*, siempre cubierta por abundantes algas epífitas filamentosas, se registraron en los bordes próximos a la zona más urbanizada. La distribución horizontal y la biomasa seca de *C. hispida* fueron heterogéneas en la laguna ($0,95 \pm 0,55$ kg PS·m⁻²) y los valores mínimos se encontraron nuevamente en zonas cercanas al mencionado núcleo urbanizado ($0,68 \pm 0,32$ kg PS·m⁻²). La biomasa vegetal guarda una relación inversa con la profundidad en el área sin impacto antrópico, lo cual indica el esperable efecto de la extinción de la luz sobre las formaciones de este carófito. Sin embargo, en las zonas con influencia antrópica no se observó dicha relación. El rango de biomasa, $0,22$ - $2,27$ kg PS·m⁻², fue muy superior al encontrado hasta ahora en otros lagos y humedales del mundo.

Palabras clave: biomasa, Carófitos, distribución, eutrofización, lagos, España.

Abstract

Charophytes are submerged macrophyte algae often found in diverse aquatic habitats. *Chara*-dominated lakes are typically hard water, calcium-rich and low in phosphate. La Colgada is a 18 m deep, 103 ha small lake located in a tourist area, which has partly resulted in nutrient increases in recent years. *Chara hispida* var. *major* (Hartm.) R.D. Wood and *Chara hispida* f. *polyacantha* (A. Braun) R.D. Wood meadows are extensive in this ecosystem, but their distribution are influenced by human activities. Negligible densities of *C. hispida*, always covered by epiphytes, were recorded in the shores adjacent to tourist areas. Horizontal cover and biomass distributions were heterogeneous throughout the lake ($0,95 \pm 0,55$ kg DW·m⁻²), with minimum values nearby the tourist area ($0,68 \pm 0,32$ kg DW·m⁻²). Charophyte biomass was inversely related to depth in areas not influenced by anthropogenic impacts. However, that relationship did not occur in anthropized areas. The biomass range of Charophytes in La Colgada lake, $0,22$ - $2,27$ kg DW·m⁻², was much higher than that recorded in other world lakes and wetlands.

Keywords: biomass, Charophytes, distribution, eutrophication, lakes, Spain.

Introducción

La familia Characeae incluye 6 géneros y numerosas especies, variedades y formas que colonizan todo tipo de aguas, desde oligohalinas a hipersalinas (Cirujano & al., 2002), aunque su mejor representación suele encontrarse en aguas mineralizadas y duras, en las que los bicarbonatos, el calcio y el magnesio suelen

ser los iones mayoritarios (Hutchinson, 1975; Wetzel, 2001). La luz y los nutrientes suelen ser los factores más importantes que controlan la colonización de los lagos por estos macrófitos acuáticos (Kufel & Kufel, 2002).

Los carófitos cumplen una importante función en los ecosistemas acuáticos. Kufel & Ozimek (1994) y Scheffer (1998) enfatizaron el importante papel que

tienen en establecer y mantener un estado estable dominado por macrófitos acuáticos, restringiendo la abundancia de fitoplancton. Además, los carófitos, debido a que su presencia se mantiene durante la mayor parte del año, sobre todo en los ecosistemas de aguas permanentes, tienen efectos positivos sobre las comunidades de peces (Scheffer, 1998; Wetzel, 2001), aves (Pereyra-Ramos, 1981; Hargeby & al., 1994), y determinados invertebrados (Hanson, 1990; Underwood & al., 1992; Hargeby & al., 1994), aunque desde antiguo se conozca su efecto perjudicial para las larvas de dípteros (Caballero, 1922) y el ya mencionado sobre el fitoplancton (Wium-Andersen & al., 1982).

La eutrofización limita y reduce la abundancia de los carófitos en los lagos y humedales (Ozimek & Kowalczewski, 1984; Simons & al., 1994; Coops & Doef, 1996; Hosper, 1997). En un principio, se produce un desplazamiento de éstos por el desarrollo de las angiospermas, principalmente *Potamogeton* spp. (Piecynska & al., 1988; Blindow, 1992), y por último, en lagos más turbios, desaparecen los macrófitos acuáticos debido al efecto de sombreado que producen tanto el fitoplancton (Scheffer & al., 1993) como el perifiton (Phillips & al., 1978; Van Dijk & Van Vierssen, 1991). La eutrofización de los lagos españoles es un proceso que va en aumento (Álvarez Cobelas & al., 1992) y que se ha dejado sentir en los últimos años especialmente en los lagos y humedales de Castilla-La Mancha (Cirujano & al., 2002), afectados por las entradas de vertidos de aguas residuales urbanas y por la contaminación difusa de origen agrícola. Esta eutrofización progresiva, que no se ve paliada por la puesta en marcha de planes regionales de depuración, está incidiendo seriamente sobre la flora, la vegetación y la biomasa de las comunidades vegetales de hidrófitos y helófitos presentes en los ecosistemas acuáticos de aguas leníticas. La situación resulta particularmente seria en las lagunas medias y bajas del Parque Natural Lagunas de Ruidera, donde se observa, en unos casos, la sustitución de las comunidades vegetales y, en otros, la reducción de las zonas que antaño colonizaban habitualmente (Cirujano & al., 2004).

Los trabajos sobre carófitos de aguas profundas no son frecuentes en la bibliografía especializada debido a las dificultades que plantea su recolección (Rich & al., 1971; Nygaard & Sand-Jensen, 1981). El presente trabajo es el inicio de una línea de investigación dedicada al análisis cuantitativo de la incidencia que tienen las actividades antrópicas sobre los carófitos de zonas profundas, caracterizando en este caso su respuesta a los impactos derivados del turismo concentrado y masivo en algunas zonas de la laguna Colgada.

Material y métodos

Área de estudio

La laguna Colgada pertenece a un sistema fluvio-lacustre asociado al río Guadiana incluido en el Parque Natural Lagunas de Ruidera (Fig. 1), situado en las provincias de Albacete-Ciudad Real (Castilla-La Mancha) (García del Cura & al., 1997). Las 15 lagunas de este sistema se encuentran sometidas, en mayor o menor grado, a un impacto antrópico manifiesto (Álvarez Cobelas & al., 2004), que se traduce en la disminución de la transparencia del agua, en el aumento de la concentración del nitrógeno y fósforo disuelto y en la expansión de algunos helófitos que antes eran escasos, como el junco de laguna, *Scirpus litoralis* Schrader, o son indicadores de eutrofia, como la enea, *Typha domingensis* (Pers.) Steudel (Cirujano & al., 2004). Aun así, todavía en muchas de estas lagunas se encuentran praderas sumergidas de carófitos favorecidas por las aguas bicarbonatadas y relativamente transparentes.

La laguna Colgada es la mayor laguna de todo el complejo de Ruidera, con una extensión de 103 ha, una profundidad media de 8,4 m y 18 m de profundidad máxima (Tabla 1). Durante los veranos es anóxica a partir de los 12 m de profundidad. Sus aguas son bicarbonatadas cálcicas, con un contenido medio de sales disueltas de 0,6 g·l⁻¹, y una conductividad media en superficie de 600-700 µS·cm⁻¹. En su porción oriental y en

Tabla 1. Características limnológicas de la laguna Colgada en septiembre de 2003.

Área (ha)	103
Volumen (hm ³)	9
Profundidad media (m)	8
Profundidad máxima (m)	18
Superficie cubierta por carófitos (ha)	41,684
Biomasa total de carófitos (Tm)	434,68
Conductividad (µS·cm ⁻¹)	600-700
pH	7-8
Alcalinidad (meq·l ⁻¹)	6
Nitrógeno total (mgN·l ⁻¹)	18-26
Nitratos (mg·l ⁻¹)	40-60
Fósforo total (mgP·l ⁻¹)	0,02-0,08
Transparencia (profundidad de visión del disco de Secchi, m)	4,4
Clorofila "a" (mg·m ⁻³)	1-2

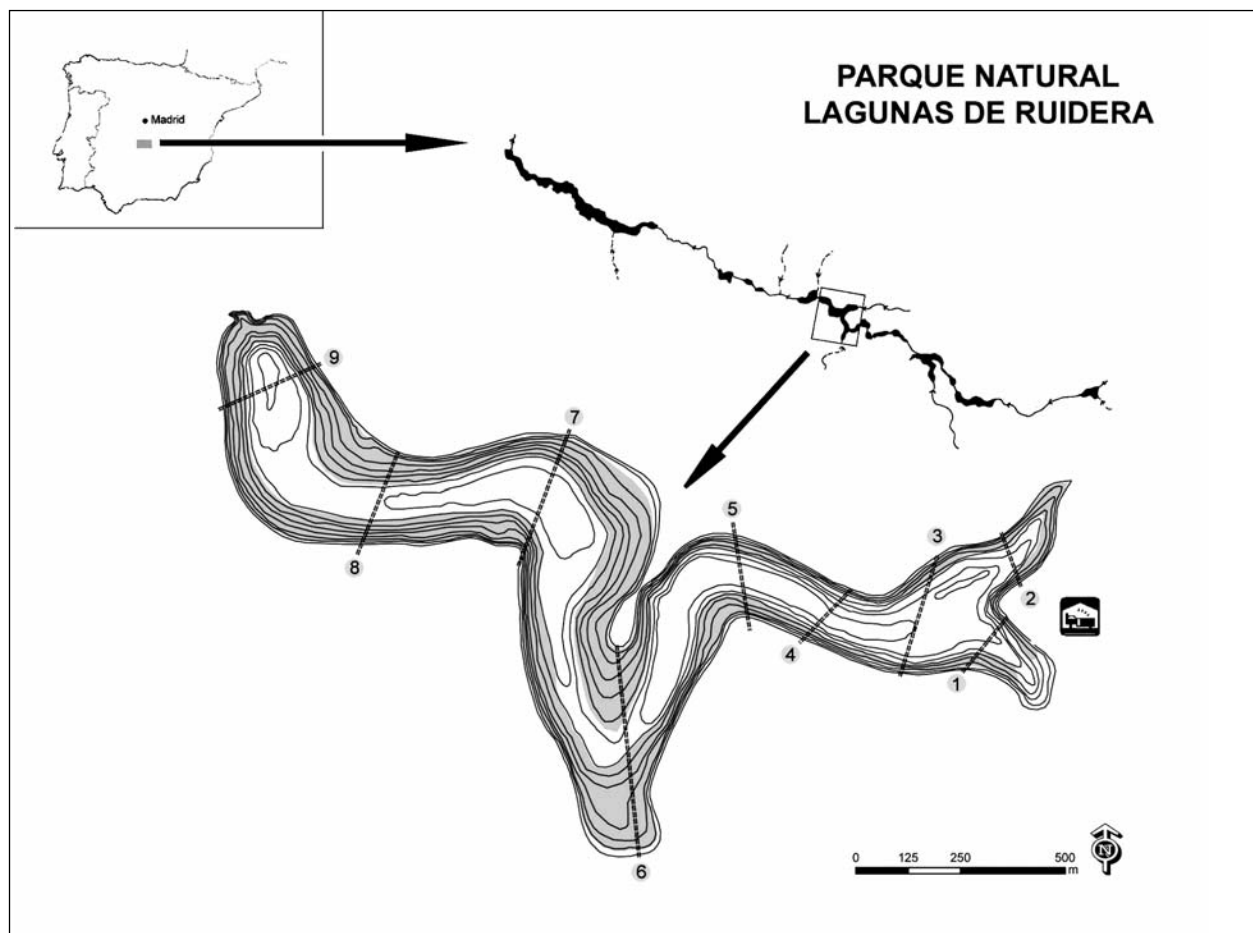



Fig. 1. Localización de la laguna Colgada, con la indicación de los transectos muestreados. La trama gris indica la distribución de *Chara hispida*.  Zona urbana. Curvas de nivel cada 2 m.

las inmediaciones de la conexión con la laguna que la precede en el sistema (laguna Batana), existe una pequeña bahía que en algunas zonas alcanza los 12 m de profundidad (Fig. 1), y en cuyas orillas se ha construido un hotel, varios bares a pie de playa, dos edificios de apartamentos y un albergue juvenil. La zona, además, posee una estrecha playa, de unos 100 m de longitud, donde se practican numerosas actividades de ocio (unos 12 000 visitantes al año, datos inéditos del Parque Natural). La zona se ha catalogado en diversos periodos como no apta para el baño (Álvarez Cobelas, 2002), ya que en ella se produce un vertido intermitente de aguas residuales cuya procedencia, hasta el momento, no ha podido ser identificada. Otras actividades antrópicas que se dan en la laguna parece que no tienen efectos relevantes sobre los carófitos.

En septiembre de 2003, en la zona central de la laguna Colgada, la concentración de nitrógeno total ascendió a $19,3 \text{ mg N}\cdot\text{l}^{-1}$, de los cuales más de la mitad era nitrato. En cuanto al fósforo total, alcanzó $0,09 \text{ mg}$

$\text{P}\cdot\text{l}^{-1}$, de los cuales más de la mitad eran ortofosfatos. La transparencia del agua fue de 4,4 m en la zona central y de 3,5 en el entorno de la bahía del hotel La Colgada. Asumiendo una extinción exponencial de la luz en el agua (Kirk, 1994), estas cifras de transparencia implican unas capas iluminadas de 12,8 y 10 m, respectivamente.

Toma de muestras

La toma de muestras en las praderas sumergidas de *Chara* la realizó un buzo profesional, previamente asesorado, durante el mes de septiembre de 2003. Para ello se seleccionaron 9 transectos ubicados cada 400 m sobre el eje longitudinal de la laguna (T1-T9) (Fig. 1). Se extrajeron 3 muestras de *Chara* para los transectos T1 y T2, y 4 muestras, 2 por orilla, en cada uno de los restantes. En total se tomaron 34 muestras de carófitos que corresponden a toda la biomasa vegetal incluida en un cuadrado de $0,5 \text{ m}$ de lado, anotándose in situ la altura de la formación y la profundidad. Todas las

muestras fueron lavadas para eliminar los restos de sedimentos y algas epífitas, secadas a 65 °C y pesadas. La biomasa obtenida se expresó como peso seco por unidad de superficie (kg PS·m⁻²).

Resultados

Los fondos de esta laguna están cubiertos parcialmente por formaciones monoespecíficas de *Chara hispida* L., que corresponden a la var. *major* (Hartm.) R.D. Wood, y a la f. *polyacantha* (A. Braun) R.D. Wood. Su biomasa total estimada fue de 446 tm, repartidas esencialmente en una franja de anchura variable paralela a la orillas, a razón de $0,95 \pm 0,55$ kg PS·m⁻². La distribución horizontal de *Chara hispida* no fue homogénea (Fig. 1), ya que cubría la mitad del fondo lacustre y quedaba limitada a profundidades menores a los 14,1 m. Su presencia era escasa en las cercanías de la zona urbanizada y prácticamente nula en la zona de playa. Al igual que su distribución horizontal, la distribución de la biomasa de *Chara hispida* fue heterogénea (Fig. 2). Las menores biomásas se encontraron en las zonas cercanas al núcleo urbano, encontrándose además diferencias significativas entre esta orilla urbanizada y la opuesta (Fig. 3).

La biomasa de *Chara hispida* disminuye al aumentar la profundidad a la que se recolectó la muestra. Sin embargo, esta relación, aunque significativa, solo explicó un bajo porcentaje de la varianza ($R^2 = 0,18$) para todos los datos en conjunto. Separando nuevamente la laguna en dos zonas, observamos que el porcentaje de la varianza explicada por esta relación fue mayor en la zona menos urbanizada (Fig. 4) y que esta relación no fue estadísticamente significativa en la zona más urbanizada (Fig. 5). Por otro lado, la biomasa de las praderas de carófitos en general, con la excepción del transecto T7, fue proporcional a su altura (Fig. 6).

Discusión

Aunque el principal problema ambiental de las lagunas de Ruidera es su excesiva contaminación por nitratos provenientes de prácticas agrícolas en entornos lejanos, pero que son transportados hacia las lagunas por el flujo de las aguas subterráneas (Álvarez Cobelas & al., 2004), no es éste el factor que más parece afectar a las formaciones subacuáticas de carófitos en la laguna Colgada. Nuestras observaciones preliminares indican que en este caso es la influencia de las instalaciones hoteleras situadas en la bahía sur oriental de la laguna, la que tiene efectos negativos sobre las praderas subacuáticas, y éstos se extienden hacia otras zonas por el flujo preferente del agua.

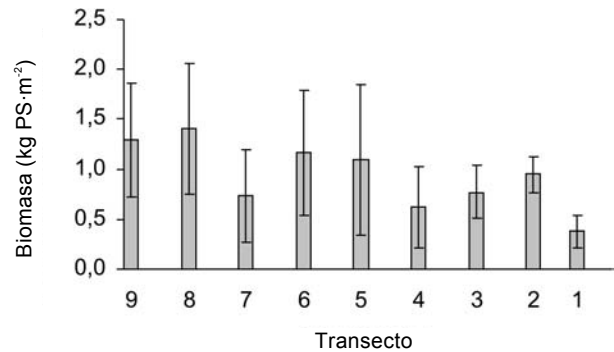


Fig. 2. Valores de biomasa de *Chara hispida* en los transectos muestreados, ordenados de oeste (T9) a este (T1).

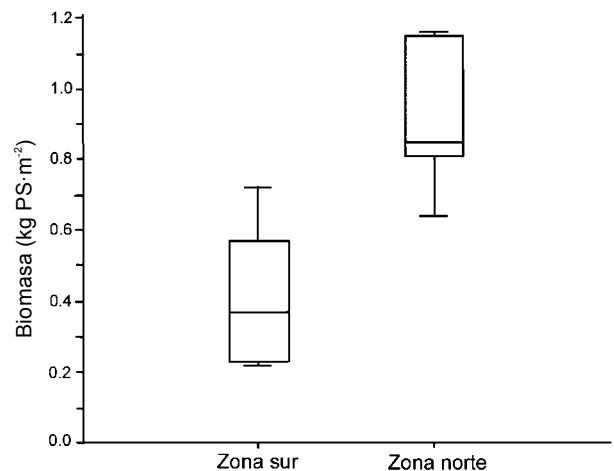


Fig. 3. Diagrama de cajas mostrando la diferencia significativa en la biomasa de *Chara hispida* (kg PS·m⁻²) entre la orilla cercana (Zona Sur = transectos T1, T3 sur y T4 sur) y la orilla opuesta al establecimiento urbano (Zona Norte = transectos T2, T3 norte y T4 norte) en la laguna Colgada (t-Student $p = 0,0002$).

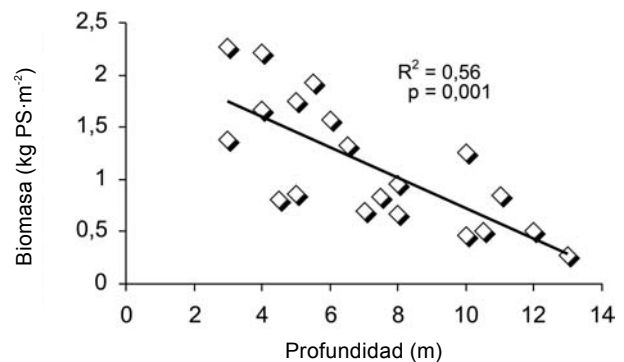


Fig. 4. Distribución vertical de *Chara hispida* en las zonas lejanas al establecimiento urbano (transectos T5-T9).

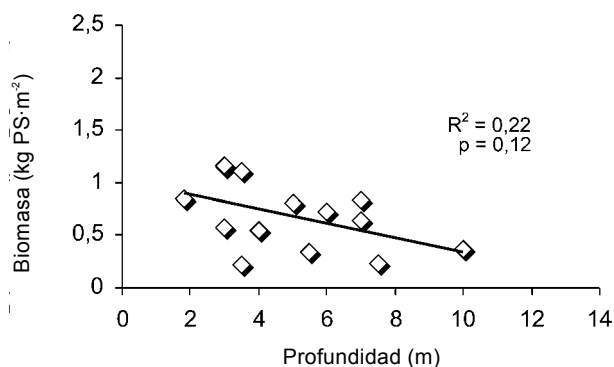


Fig. 5. Distribución vertical de *Chara hispida* en las zonas cercanas al núcleo urbano (transectos T1-T4).

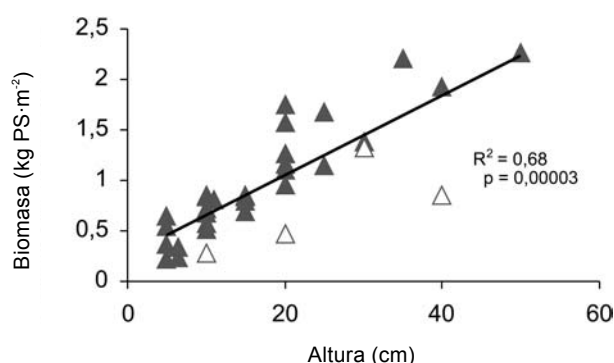


Fig. 6. Relación entre la biomasa y la altura de *Chara hispida* en la laguna Colgada. Los rombos blancos representan las muestras extraídas en el transecto 7.

Las características físico-químicas del agua han favorecido el desarrollo de *Chara hispida* en la laguna Colgada. Sus aguas duras (García del Cura & al., 1997) y la penetración de la luz hasta el fondo en gran parte de su superficie hacen posible la existencia de abundantes praderas de carófitos. Sin embargo, la extinción de la luz en la zona central de la laguna Colgada impidió que toda su cubeta esté ocupada por estas praderas. Su biomasa promedio fue elevada (0,95 kg PS·m⁻²) en comparación con estudios realizados en otros lagos españoles someros del NW de la Península Ibérica, donde se encontraron valores de 0,30 kg PS·m⁻² para praderas de *C. fragilis* Desv. (Fernández Aláez & al., 2002); el lago Veluwemeer de Holanda, con 0,50 kg PS·m⁻² para praderas de *C. aspera* Deth. ex Willd. (Van den Berg & al., 1998); y para diversos lagos de Polonia, donde se han registrado valores que varían desde los 0,081 kg PS·m⁻² para *C. vulgaris* var. *contraria* (A. Br. ex Tüt.) J.A. Moore, hasta los 0,38 kg PS·m⁻² para *C. tomentosa* L. (Kufel & Kufel, 2002). No obstante, deben tenerse en cuenta por un lado el tamaño de las especies

que se recolectan –*C. hispida* var. *major* y *C. hispida* f. *polyacantha* son bastante más grandes que el resto de las especies mencionadas–, y por otro la profundidad del agua. Así, en otros humedales someros españoles hemos encontrado valores semejantes a los indicados para las praderas de carófitos de pequeño tamaño: 0,49 kg PS·m⁻² para *C. canescens* en el Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (Ciudad Real), ó 0,30-0,32 kg PS·m⁻² para *C. vulgaris* en la laguna de La Nava (Palencia). Sin embargo, en el caso de *C. hispida* var. *major* y f. *polyacantha*, estos valores aumentan considerablemente, alcanzando 1,33-1,55 kg PS·m⁻² en las aguas someras (50-65 cm de profundidad) de Las Tablas de Daimiel (datos inéditos).

Como ya ha quedado demostrado, la eutrofización afecta negativamente a la abundancia y distribución de los macrófitos sumergidos (Ozimek & Kowalczewski, 1984; Simons & al., 1994; Coops & Doef, 1996; Hosper, 1997). *Chara hispida* estuvo representada solo por manchas aisladas en la playa aledaña al establecimiento urbano (Fig. 1). La zona litoral de la laguna es somera en las dos bahías cercanas a estos establecimientos; sin embargo, la distribución y biomasa de los carófitos en esa zona fueron escasas. Además, se encontraron recubiertos por algas filamentosas del género *Spyrogira*. Todo ello sería una consecuencia del proceso de eutrofización originado por los vertidos puntuales provenientes de la zona urbana. Sin embargo, estas descargas no explicarían la relativa baja biomasa de *C. hispida* hallada en el transecto T7 (Fig. 1), ni su baja relación biomasa/altura (Fig. 3), aspectos sobre los que habrá que incidir en los próximos años.

La relación entre la biomasa de *Chara hispida* y la profundidad de la laguna fue pobre ($R^2 = 0,18$), lo cual podría indicar que estos carófitos apenas están limitados por la luz en su zona de crecimiento. Sin embargo, al analizar solamente el grupo de muestras alejadas del área urbana, observamos una mayor varianza explicada por esta relación ($R^2 = 0,56$). En los lagos profundos la biomasa y la profundidad de colonización de los carófitos disminuyen a medida que la transparencia del agua decrece (Schwarz & al., 1996; Schwarz & Hawes, 1997). Entonces, la mayor transparencia del agua de la laguna en la zona lejana a las áreas urbanas permitiría mayores valores de la biomasa y de la profundidad de colonización de *C. hispida*. Por otro lado, la transparencia del agua (4,4 m, Tabla 1) indica que esta especie puede crecer bien por debajo del 1% de la radiación incidente, pues en algunas zonas alcanza 14 m de profundidad.

Debido al incremento de los nutrientes de los últimos 35 años, el proceso natural de eutrofización de la laguna Colgada se ve acelerado por causas antrópicas (Álvarez Cobelas & al., 2004). Cabría entonces suponer

que en tiempos pasados la transparencia del agua era mayor y, por consiguiente, las praderas de *Chara hispida* habrían sido más abundantes y de mayor biomasa, como sucede en la laguna del Rey, donde hay zonas en las que los individuos alcanzan los 170 cm de altura.

La extinción inicial de las praderas de carófitos observada en la laguna Colgada demanda la instauración urgente de planes de restauración y de control de los vertidos que detengan el actual proceso de eutrofización. Estas medidas evitarían el retroceso de los carófitos y protegerían un elemento esencial para el funcionamiento del ecosistema acuático tal como lo conocemos en la actualidad.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CICYT (REN 2002-00558). Alejandro Sosnovsky agradece al Programa CYTED Red XVII B la pasantía otorgada, y al Dr. Álvarez Cobelas, las facilidades dadas para incorporarse a su equipo de investigación. Agradecemos a José Ángel Acevedo, buceador de Tomelloso, su ayuda y contribución esencial en la toma de muestras.

Referencias bibliográficas

- Álvarez Cobelas, M., Rubio, M.A. & Muñoz, P. 1992. Eutrophication in Spanish freshwater ecosystems. *Limnetica* 8: 263-266.
- Álvarez Cobelas, M. 2002. La calidad de las aguas de baño en las lagunas de Ruidera. *Sábuco* 4: 77-123.
- Álvarez Cobelas, M., Castelló, R., Cirujano, S., Rojo, C. & Rodrigo, M.A. 2004. La contaminación de las lagunas de Ruidera. In: Instituto de Estudios Albacetenses "Don Juan Manuel" (ed.), *II Jornadas Sobre El Medio Natural Albacetense*: 293-301. Albacete.
- Blindow, I. 1992. Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwater Biology* 28: 9-14.
- Caballero, A. 1922. Las especies larvicidas del género *Chara*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 22: 418-421.
- Cirujano, S., Medina, L. & Chirino, M. 2002. *Plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla-La Mancha*. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha-CSIC. Madrid.
- Cirujano, S., Medina, L., Álvarez Cobelas, M. & Moreno, M. 2004. Flora y vegetación acuática de las lagunas de Ruidera (Albacete-Ciudad Real, España). In: Instituto de Estudios Albacetenses "Don Juan Manuel" (ed.), *II Jornadas Sobre El Medio Natural Albacetense*: 217-227. Albacete.
- Coops, H. & Doef, R.W. 1996. Submerged vegetation development in two shallow, eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 340: 115-120.
- Fernández Aláez, M., Fernández Aláez, C. & Rodríguez, S. 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest Spain. *Aquatic Botany* 72: 335-348.
- García del Cura, M.A., González, J.A. & Ordóñez, S. 1997. Geología y Geomorfología. In: Ecohabitat (ed.), *Parque Natural Lagunas de Ruidera*: 19-50. Madrid.
- Hanson, J.M. 1990. Macroinvertebrate size-distributions of two contrasting freshwater macrophyte communities. *Freshwater Biology* 24: 481-491.
- Hargeby, A., Andersson, G., Blindow, I. & Johansson, S. 1994. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 279/280: 83-90.
- Hosper, S.H. 1997. *Clearing lakes*. Tesis doctoral. Universidad de Agronomía de Wageningen.
- Hutchinson, G.E. 1975. *A treatise on limnology III*. John Wiley and Sons. New York.
- Kirk, J.T.O. 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 2nd ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kufel, L. & Ozimek, T. 1994. Can *Chara* control phosphorus cycling in Lake Luknajno (Poland)? *Hydrobiologia* 275/276: 277-283.
- Kufel, L. & Kufel, I. 2002. *Chara* beds acting as nutrient sink in shallow lakes – a review. *Aquatic Botany* 72: 249-260.
- Nygaard, G. & K. Sand-Jensen 1981. Light climate and metabolism of *Nitella flexilis* (L.) AG. in the bottom waters of oligotrophic lake Grane Langsø, Denmark. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 66: 685-699.
- Ozimek, T. & Kowalczewski, A. 1984. Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikolajskie (North Poland). *Aquatic Botany* 19: 1-11.
- Pereyra-Ramos, E. 1981. The ecological role of Characeae in the lake littoral. *Ekologia Polska* 29: 167-209.
- Phillips, G.L., Eminson, D. & Moss, B. 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated fresh waters. *Aquatic Botany* 4: 103-126.
- Pieczynska, E., Ozimek, T. & Rybak, J.I. 1988. Long-term changes in littoral habitats and communities in Lake Mikolajskie (Poland). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 73: 361-378.
- Rich, P.H., Wetzel, R.G. & Van Thuy, N. 1971. Distribution, production and role of aquatic macrophytes in a southern Michigan marl lake. *Freshwater Biology* 1: 3-21.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall. London.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B. & Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.
- Schwarz, A.-M., Hawes, I. & Howard-Williams, C. 1996. The role of photosynthesis/light relationships in determining lower depths limits of Characeae in South Island, New Zealand lakes. *Freshwater Biology* 35: 69-80.
- Schwarz, A.-M. & Hawes, I. 1997. Effects of changing water clarity on characean biomass and species composition in a large oligotrophic lake. *Aquatic Botany* 56: 169-181.
- Simons, J., Ohm, M., Daalder, R., Boers, P. & Rip, W. 1994. Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of a Characean community dominated by *Chara connivens*. *Hydrobiologia* 275/276: 243-253.
- Underwood, G.J.G., Thomas, J.D. & Baker, J.H. 1992. An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte systems. *Oecologia* 91: 587-595.
- Van den Berg, M.S., Coops, G., Meijer, M.-L., Scheffer, M. & Simons, J. 1998. Clear water associated with a dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwe, The Netherlands. In: Jeppesen, E. & al. (eds.), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag. New York.
- Van Dijk, G.M. & Van Vierssen, W. 1991. Survival of *Potamogeton pectinatus* population under various light conditions in a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in The Netherlands. *Aquatic Botany* 39: 121-130.
- Wetzel, R.G. 2001. *Limnology*. 3rd ed. Academic Press. New York.
- Wium-Andersen, S., Anthoni, U., Christophersen, C. & Howen, G. 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39: 187-190.

Recibido: 15-XII-2004
Aceptado: 13-V-2005